ПАРАЗИТОЛОГИЯ, XII, 2, 1978

УДК 576.895.121 : 576.8.094

МОРФОЛОГИЯ И РАЗВИТИЕ ЦИСТИЦЕРКОИДОВ PARICTEROTAENIA POROSA (CESTODA: DILEPIDIDAE)

Г. П. Краснощеков, Н. С. Томиловская

Институт биологических проблем Севера ДВНЦ АН СССР, Магадан

Описано постэмбриональное развитие моноцерка *Paricterotaenia porosa* в *Chironomus* sp. Для этого вида характерно развитие личинки в полости наружной цисты, являющейся, по-видимому, продуктом цистогенных желез, а также полное отделение зачатка церкомера на стадии метамера. Уточняется терминология отдельных стадий развития цистицеркоидов.

В последние годы появилось немало работ, в том числе и фундаментальных обзоров, посвященных разным аспектам онтогенеза цестод (Voge, 1969, 1973; Freeman, 1973; Slais, 1973; Jarecka, 1975). Такое внимание к этому вопросу объясняется теми возможностями, которые дает изучение постэмбрионального развития для построения филогенетических концепций. Однако их реализация ограничена отсутствием сколь-либо полных данных о формировании личиночных форм даже в пределах семейства. Не менее важное значение имеет изучение онтогенеза для адекватной трактовки функции различных провизорных структур, обеспечивающих приспособление к среде на разных этапах жизненного цикла.

Нами прослежен морфогенез цистицеркоидов цестоды *Paricterotaenia porosa* (Rud., 1810). Несмотря на широкое распространение, сведения о жизненном цикле этого вида ограничиваются описанием цистицеркоида, найденного в олигохетах (Чибиченко, Токабаев, 1972). Однако авторы располагали одним экземпляром частично эвагинированной личинки, лишенной наружной цисты. Более подробно цистицеркоид этого вида описан Томиловской (1975). В настоящей работе приводятся результаты микроскопического и гистологического строения цистицеркоида *P. porosa* на разных этапах развития.

Материал получен заражением *Chironomus* sp. гексакантными эмбрионами от цестод, извлеченных из *Larus argentatus* или *L. hyperboreus*. Хирономид выдерживали в воде в течение суток и помещали в чашку Петри со взвесью эмбрионов цестод в воде. Через 24 ч хирономид отмывали и в дальнейшем содержали во мхе при температуре 20° С. Материал исследовали на 3, 6, 8, 13, 15, 17, 19 и 24-й дни с момента контакта хирономид с эмбрионами. Развивающихся личинок исследовали в промежуточном хозяине и в 0.5%-м растворе хлористого натрия. Часть хирономид фиксировали спирт-формалином и заливали в парафин. Срезы окрашивали ШИК-альциановым синим—железистым гематоксилином—пикриновой кислотой.

В течение полевых сезонов 1974—1975 гг. проведено 12 опытов. Экстенсивность заражения колебалась от 2 до 18%. В ряде опытов хирономиды оставались стерильными. В 54% случаев в одной хирономиде развивалось 2 и более (до 15) личинок.

Через 3 дня после заражения размер личинки незначительно отличается от размера онкосферы (0.084×0.064 и 0.064×0.052 мм соответственно).

Она имеет шаровидную форму (рис. 1), отмечаются активные «гребущие» движения эмбриональных крючьев. Личинка окружена гомогенной оболочкой толщиной 0.004 мм, интенсивно окрашивающейся альциановым синим (АС). Эмбриональные крючья расположены под оболочкой, их лезвия выступают за ее пределы. От основания рукояток крючьев к противоположному полюсу личинки идут ШИК-положительные тяжи мышечных волокон. В области крючьев отмечается разрежение клеточного материала и скопление гранул гликогена. По величине ядер и распределению хроматина клетки разделяются на 3 типа. Два—три макромера локализуются в центральных участках, имеют светлое ядро, краевое

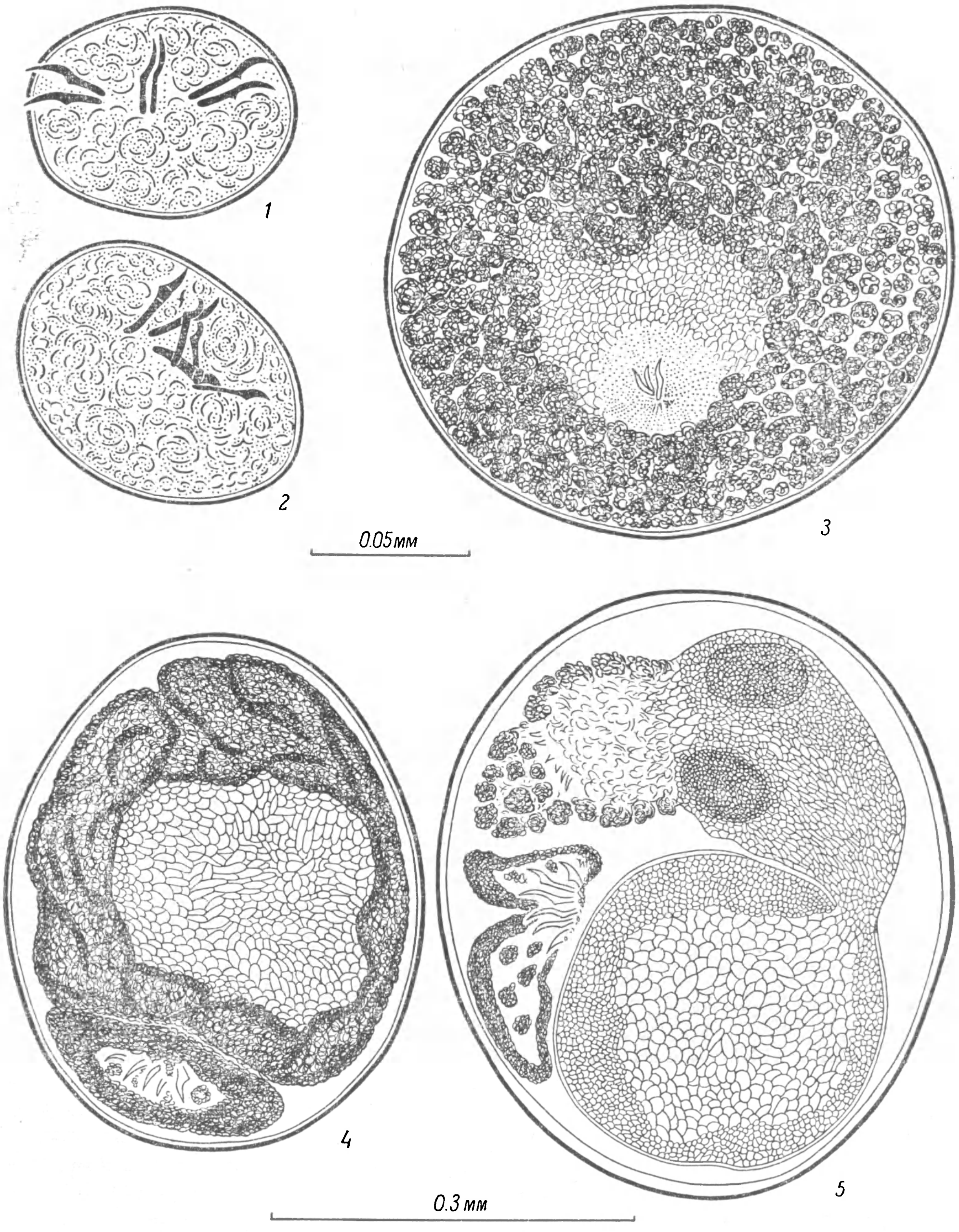

Рис. 1—5. Стадии развития лярвоцисты *P. porosa*.

1 — мигрирующая онкосфера; *2* — онкосфера на стадии метаморфоза; *3* — образование первичной полости; *4* — отшнуровка зачатка церкомера; *5* — ранний сколексогенез.

распределение хроматина и крупные ядрышки. Ядра мезомеров, преобладающих в срезах, в 2 раза меньше, чем макромеров, цитоплазма их интенсивно базофильная. Микромеры немногочисленные, овальной формы, располагаются под оболочкой, ядро их плотное, содержит относительно крупное ядрышко.

Через 6 сут существенных изменений размеров и структуры личинки не наблюдается (рис. 2). Эмбриональные крючья располагаются компактной группой под оболочкой. Вокруг них имеется скопление овальных телец, окрашивающихся диффузно фуксинсернистой кислотой и представляющих собой, по-видимому, дистрофически измененные клетки. В оболочке непостоянно выявляется дополнительный наружный ШИК-положительный слой.

На 9-й день личинка достигает 0.240×0.160 мм (рис. 3), активных движений не отмечается. В ней выявляется эксцентрически расположенная полость размером 0.170×0.080 мм. В области локализации эмбриональных крючьев стенка полости состоит из 1—2 слоев клеток; на противоположном полюсе толщина ее варьирует в зависимости от величины полости. Клетки однородные, напоминают мезомеры, но отличаются более светлой цитоплазмой. В последней появляется значительное количество гранул гликогена. Эмбриональные крючья и окружающая их ШИК-положительная масса «подвешена» в полости на тонких тяжах, состоящих из нейтральных мукополисахаридов и выявляющихся на живых личинках по двойному лучепреломлению.

Между 9-м и 12-м днем наблюдается отделение зачатка церкомера. Размер личинки на этой стадии 0.400×0.320 мм (рис. 4). В полости цисты выявляются 2 тонкостенных пузырьковидных образования, ограниченных тонкими ШИК-положительными мембранами. Одно из них, более крупное, имеет полость 0.150×0.120 мм, содержащую белковую жидкость. Стенка ее образована несколькими слоями клеток. На более зрелых личинках в средней трети его с внутренней стороны выявляется складка, неполностью разделяющая полость на 2 примерно равные части: зачатки внутренней цисты и сколекса. В последнем отмечается активная пролиферация клеток. Другая — в виде полого тяжа 0.200×0.090 мм, расположена в средней трети первого, прикрывая область перетяжки. Стенка тяжа образована одним слоем кубических клеток с базофильной цитоплазмой и плотным ядром. В полости его располагаются эмбриональные крючья. В стенке наружной цисты более выражен наружный ШИК-положительный слой.

Через 13 дней личинка находится на стадии раннего сколексогенеза (рис. 5). Она сохраняет шаровидную форму, размер ее 0.450×0.410 мм. Существенных изменений величины, структуры церкомера не происходит. Зачаток тела цистицеркоида разделен на 2 части. Формирующаяся внутренняя циста овоидной формы, 0.300×0.250 мм. В ее оболочке поверх ШИК-положительной мембраны начинает выявляться АС-положительный слой. Стенка цисты образована несколькими слоями вытянутых клеток, ориентированных перпендикулярно к поверхности, полость цисты 0.200××0.130 мм, заполнена рыхлой тканью ретикулярного вида с включением групп полигональных клеток. В переднем полюсе циста без четкой границы переходит в сколекс, размер его 0.190×0.180 мм. В сколексе различимы формирующиеся присоски 0.070×0.060 мм и хоботково-влагалищный комплекс 0.100×0.140 мм. По переднему краю хоботка располагаются «клыковидные» зачатки крючьев 0.005 мм, окруженные скоплениями крупных клеток с базофильной цитоплазмой. Сколекс покрыт тонкой ШИК-положительной оболочкой, АС-положительный слой на его поверхности отсутствует. В центральной части сколекса имеются скопления волокнистого материала, недифференцированные и веретеновидные клетки.

На 15-й день личинка — 0.450×0.430 мм (рис. 6). Внутренняя циста — 0.300×0.270, полость в ней — 0.180×0.200 мм. Сколекс — 0.220×0.120 мм. Присоски — 0.120×0.110 мм. Хоботок — 0.110×0.100 мм, втянут в хоботковое влагалище 0.130×0.120 мм, на вершине его располагаются неполностью сформированные крючья 0.086—0.040 мм длиной. Шейка — 0.080×0.200 мм. Изменения, выявляющиеся гистологически, связаны с дифференцировкой внутренней цисты и сколекса. АС-положительный слой оболочки цисты утолщается, внутренний ШИК-положительный уплотняется. Стенка цисты становится тоньше, клетки ее более вытянуты, цитоплазматические отростки их сливаются с оболочкой цисты. Содержание ШИК-положительных волокон в полости уменьшается, в стенке появляются мышечные волокна, идущие от нижнего полюса цисты к основанию шейки, увеличивается число дегенерирующих клеток. Наружный клеточный слой сколекса имеет вид «частокола». Присоски дисковидные, отграничены тонковолокнистой тканью, образованы однородными овальными клетками, содержащими большое количество мелких гранул гликогена. Хоботковое влагалище представляет собой карман, ограниченный ШИК-положительной мембраной, образован овальными

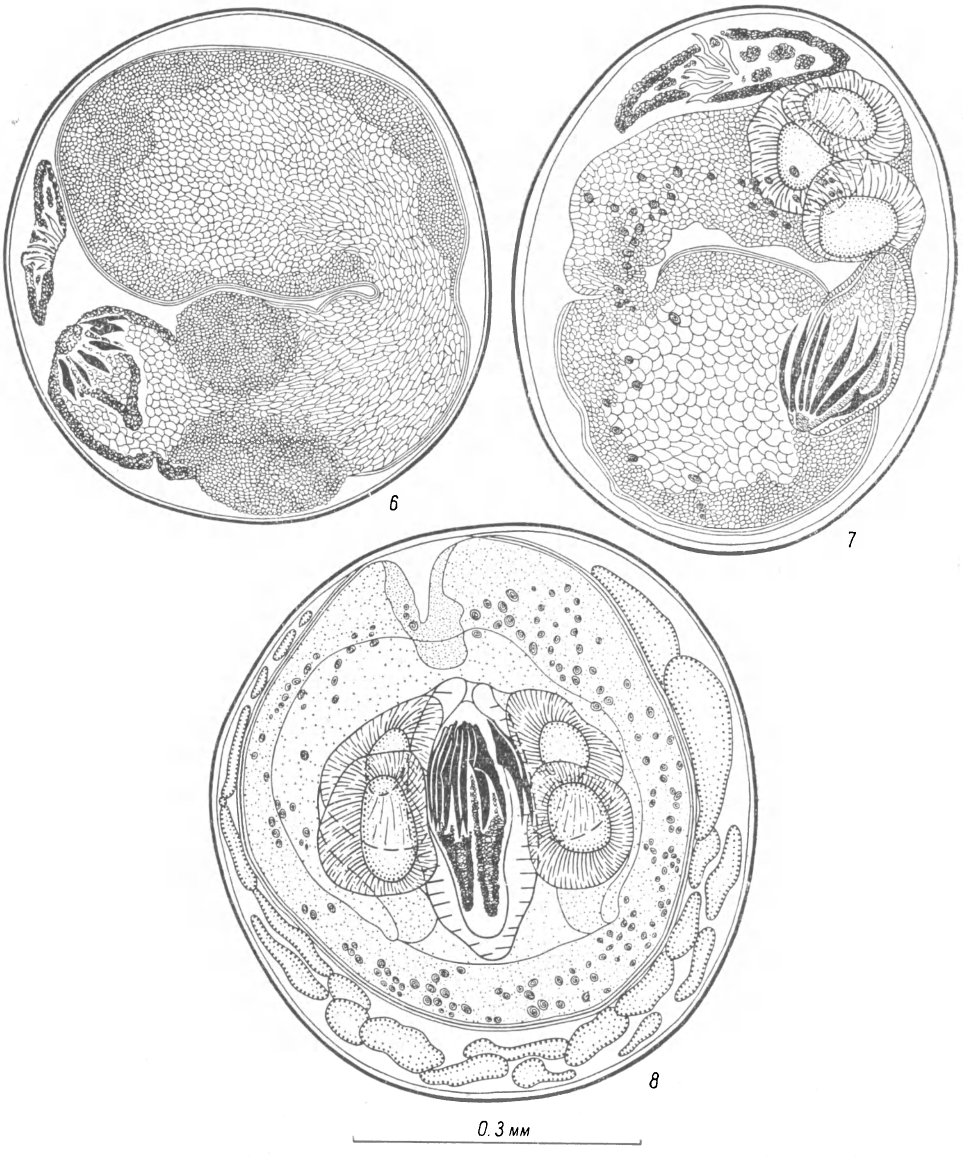

Рис. 6—8. Стадии развития лярвоцисты *P. porosa.*

6 — поздний сколексогенез; *7* — личинка перед инвагинацией; *8* — зрелая лярвоциста.

клетками со светлой базофильной цитоплазмой. Хоботок покрыт тонкой ШИК-положительной оболочкой, состоит из мелких недифференцированных клеток с гиперхромными ядрами. На вершине хоботка имеются крупные базофильные клетки, в которых локализуются гиалинового вида крючья.

Через 17 сут личинка находится на стадии позднего сколексогенеза, предшествующего инвагинации (рис. 7). Размер ее 0.450×0.350 мм (в данном случае имелась множественная инвазия). Внутренняя циста — 0.250×0.190, полость ее — 0.150×0.100 мм. Сколекс — 0.200×0.210, присоски — 140×110 мм. Хоботок вывернут, хоботковое влагалище 0.200×0.110, хоботок 0.170×0.90, крючья 0.100×0.110 мм. В области внутренней капсулы и сколекса около 50 известковых телец размером 0.005—0.010 мм. Гистологически отмечается дальнейшее утолщение АС-положительного слоя внутренней цисты, истончение клеточного слоя до 2—3 слоев клеток, увеличение содержания ШИК-положительного материала в цитоплазме клеток. Центральная часть сколекса уплотняется, количество волокон и клеток в ней увеличивается.

Через 19 сут лярвоциста инвагинирована. Общий размер личинки 0.570×0.510, внутренней цисты — 0.500×0.440 мм. Оболочка внутренней цисты толщиной 0.010 мм. Сколекс — 0.410×0.370 мм, неполностью заполняет полость внутренней цисты, присоски — 0.200—0.190×0.150—0.140 мм. Хоботковое влагалище 0.360×0.160, хоботок — 0.360—0.100 мм (апикальная часть), погружен в хоботковое влагалище, вооружен 12—14 крючьями длиной 110 мм. Количество известковых телец увеличивается до 200, размер до 0.010—0.015 мм.

Гистологически оболочка наружной цисты, как и на ранних стадиях, состоит из наружного ШИК-положительного и внутреннего АС-положительного слоев. Полость наружной цисты значительно увеличена по сравнению с предыдущими стадиями, заполнена разветвленной сетью клеточных тяжей, трубочек церкомера, образованных кубическими базофильными клетками. Вокруг эмбриональных крючьев сохраняется ШИК-положительный материал в виде розетки. Оболочка внутренней цисты уплотнена, расположение слоев в ней инвертировано по сравнению с наружной цистой. Шейка прилежит к стенке внутренней цисты, широкая, утолщена у выходного отверстия. Наружная часть ее состоит из 2—3 слоев клеток с округлыми гиперхромными ядрами и многочисленными гранулами гликогена. Вблизи выходного отверстия выявляется значительное количество мышечных клеток. Внутренняя поверхность шейки выстлана немногими уплощенными клетками. Кнаружи от них имеется небольшое количество известковых телец.

Сколекс покрыт тонкой ШИК-положительной оболочкой, кортикальный слой его редуцирован. Паренхима сколекса образована тонковолокнистой тканью, слабо дифференцированными клетками и клетками, заполненными гликогеном. Присоски полностью сформированы, бокаловидной формы, клетки их богаты гликогеном. Вокруг хоботкового влагалища группируются веретеновидные мышечные клетки. Хоботок в полости хоботкового влагалища, стенка его толстая, поперечно исчерченная, внутренняя и наружная поверхности ее уплотнены. В центре хоботка отмечается накопление зернистой ШИК-положительной массы, среди которой определяются немногочисленные светлые ядра.

Через 24 дня личинка полностью сформирована, подвижна, 0.690×0.530 мм. Внутренняя циста 0.610×0.460 мм, оболочка ее толщиной 0.010 мм, ширина шейки у выходного отверстия 0.060 мм. Сколекс — 0.430×0.370, присоски — 0.200×0.130, хоботок — 0.290×0.140, хоботковое влагалище — 0.350×0.140 мм, крючья длиной 0.110 мм, 12 штук. Гистологически в этот срок отмечается увеличение количества паренхимы церкомера и накопление между ее тяжами плотного ШИК-положительного материала, отличного от гликогена. Отмечается также уплотнение и усиление интенсивности окраски стенки внутренней цисты.

Хирономиды, содержащие зрелые личинки, были скормлены птенцу *Larus argentatus*, выращенному из яйца в лаборатории. При вскрытии через 15 дней после заражения в тонком кишечнике птенца обнаружена зрелая цестода *P. porosa*.

При множественной инвазии темпы развития отдельных личинок значительно отличались. Так, на 17-й день из 7 личинок, найденных в одной хирономиде, 4 были на стадии первичной полости, 2 — отделения зачатка церкомера, одна — на стадии позднего сколексогенеза, с полностью сформированными крючьями. При гистологическом исследовании в хирономидах наряду с личинками на стадии позднего сколексогенеза в отдельных случаях обнаружены онкосферы. В то же время наблюдались случаи, когда все личинки в одном хозяине находились на одной стадии, но развитие их существенно замедлялось. Например, на 13 день в одной хирономиде обнаружено 15 личинок на стадии первичной полости размером от 0.250×0.180 до 0.330×0.220 мм. При единичной инвазии в этот срок личинки находились на стадии раннего сколексогенеза, размер их достигал 0.490×0.410 мм.

В настоящее время нет единой терминологии для обозначения отдельных стадий лярвогенеза. Необходимость в ней остро ощущается, когда приходится сравнивать скорость развития при изменении параметров среды.

На начальной стадии развития личинка обычно именуется «онкосферой» (Скрябин, Матевосян, 1945) или «подвижной онкосферой» (Neradova-Volkounova, 1971). Оба термина следует признать не совсем удачными: первый не отражает изменений, связанных с активацией эмбриона в промежуточном хозяине, второй — констатирует лишь факт подвижности личинки, которая сохраняется и после окончания миграции. Эту стадию лучше обозначить как стадию мигрирующей онкосферы. На этом этапе шестикрючный эмбрион теряет оболочки, активизируется и мигрирует в теле промежуточного хозяина. Весь процесс занимает от 20—40 мин до нескольких часов (Романенко, 1965; Szelenbaum, 1973). Следующая стадия описывается как мегалосфера (Скрябин, Матевосян, 1945; Szelenbaum, 1973). Однако, по данным литературы (Freeman, 1973), подтверждающимся и результатами данной работы, до образования полости онкосфера претерпевает ряд изменений: образуется наружная оболочка личинки, редуцируются железы и мышечные элементы онкосферы, часть клеток дегенерирует, другие активно пролиферируют. Нерадова-Волконова (1971) неудачно описывает эту стадию как рост онкосферы, но, во-первых, в этот период не происходит значительного увеличения размеров личинки (Szelenbaum, 1973) и, во-вторых, структура личинки существенно отличается от онкосферы. Наиболее полно наблюдающиеся изменения отражает термин «метаморфоз» (Ogren, 1968; Freeman, 1973). Термин «мегалосфера» не совсем удачен и для обозначения следующей стадии — формирования первичной полости. Он характеризует только финал происходящих в этот период изменений: клеточную пролиферацию и образование первичной полости. Вероятно, лучше эту стадию описывать как стадию первичной полости. На следующей стадии — стадии метамера (Скрябин, Матевосян, 1945; Szelenbaum, 1973)—происходит ранний морфогенез, выражающийся прежде всего в дифференцировке личинки на 2 полюса: передний (зачаток сколекса) и задний (дающий начало церкомеру). Эта дифференцировка прослеживается при развитии разных типов цистицеркоидов (Szelenbaum, 1973). Однако в отличие от имеющихся в литературе данных у *P. porosa* на этом этапе наблюдается полная отшнуровка зачатка церкомера от зачатка цистосколекса (цисты и сколекса), и поэтому можно выделить отдельную стадию разделения зачатков. Романенко (1965) и Демшин (1968) описывают эту стадию как «сегментацию», подразумевая разделение личинки на малый и большой сегменты. Термин явно неудачный, поскольку в цестодологии под сегментацией понимают все-таки образование проглоттид. Для обозначения следующих двух стадий приемлемы общепринятые термины:

«сколексогенез», «инвагинация». Заключительным этапом формирования цистицеркоида *P. porosa* является стадия «роста церкомера», которая характеризуется увеличением церкомера и накоплением межуточного вещества между его тяжами.

Таким образом, *P. porosa* проходит следующие стадии развития в промежуточном хозяине: мигрирующей онкосферы, метаморфоза, образования первичной полости, разделения зачатков цистосколекса и церкомера (метамера), сколексогенеза, инвагинации и роста церкомера. Изучение лярвогенеза другого вида цестоды семейства *Dilepididae—Trichocephaloides megalocephala* — показало полную идентичность стадий развития с описанными (Томиловская, 1975а). Хорошее совпадение отмечается также с данными о развитии цистицеркоидов *Amaebotaenia sphenoides* (Railliet, 1892), по Романенко (1965); *Sacciuterina stellifera* (Krabbe, 1869) и *Sacciuterina paradoxa* (Rud. 1802), по Демшину (1968, 1968а); *Anomotaenia constricta* (Molin, 1838), по Габрион (Gabrion, 1975).

Имеющиеся различия в описаниях обусловлены, по-видимому, неодинаковой трактовкой отдельных стадий. Так, согласно Романенко, разделению «первичного пузыря» на сегменты предшествует инвагинация его с образованием второго пузыря. Однако это не подтверждается приводимыми иллюстрациями. По описанию Демшина, развитие исследованных им дилепидид проходит без образования первичной полости, ее место занимает центральное уплотнение из темных клеток. Следует отметить также существенные различия в описаниях развития личиночных форм *Paricterotaenia paradoxa* у Скотта (Scott, 1965) и Демшина (1968). Согласно первому, у этого вида образование личинки идет по типу цистицерка.

Описанная схема развития *P. porosa*, по-видимому, типична для цестод, образующих личинки типа моноцерка. Морфология и последовательность отдельных стадий формирования моноцерка сходны с наблюдающимися у других типов цистицеркоидов, но имеются и существенные различия. Прежде всего весь цикл образования личинки проходит в полости наружной цисты, формирующейся на самых ранних стадиях развития и отсутствующей у других циклофиллид. Оболочка цисты является, очевидно, продуктом цистогенных желез. В пользу этого свидетельствует наличие в зрелых онкосферах двух крупных железистых клеток, содержащих большое количество кислых мукополисахаридов. Наружная циста представляет дополнительный барьер между организмом хозяина и развивающейся личинкой, и имеет, очевидно, адаптивное значение, обеспечивая большую независимость метацестод от защитных реакций промежуточного хозяина.

Другой особенностью развития *P. porosa* является раннее и полное отделение зачатка церкомера. Во время формирования тела личинки зачаток церкомера лишь незначительно прогрессирует в развитии. Существенное увеличение его объема и дифференцировка наблюдаются после инвагинации сколекса. При этом церкомер структурно не связан с телом личинки, и в нем не наблюдается накопления резервных энергетических материалов, как, например, у личинок цестод рода *Aploparaksis* (Краснощеков, Бондаренко, 1976). Кроме того, у последних церкомер непосредственно погружен во внутреннюю среду промежуточного хозяина, в то время как у *P. porosa* он изолирован от тканей промежуточного хозяина наружной цистой. Таким образом, церкомер моноцерка имеет более сложную структуру и является, по всей вероятности, следующим этапом эволюции этого органа.

Литература

Демшин П. И. 1968. О цикле развития Sacciuterina paradoxa (Rudolphi, 1802) (Dilepididae, Cestoidea). В кн.: Гельминты Дальнего Востока и Тихого океана, Владивосток: 25—33.

Демшин П. И. 1968а. О развитии личинок Sacciuterina stellifera (Krabbe, 1869) (Dilepididae, Cestoidea) в организме промежуточного хозяина. В кн.: Гельминты Дальнего Востока и Тихого океана, Владивосток : 33—41.

Краснощеков Г. П., Бондаренко С. К. 1976. Гистохимическое изучение цистицеркоидов цестод рода Aploparaksis. Паразитолог., 10 (1) : 25—30.

Краснощеков Г. П. 1975. О проницаемости покровов цистицеркоидов. В кн.: Паразитические организмы Северо-Восточной Азии, Владивосток : 269—275.

Романенко П. Т. 1965. О развитии возбудителя амеботениоза у кур Amoebotaenia sphenbides (Koilliet, 1892). В кн.: Паразитические черви домашних и диких животных, Владивосток : 261—277.

Скрябин К. И., Матевосян Е. М. 1945. Ленточные гельминты-гименолепидиды домашних и охотничье-промысловых птиц. «Сельхозгиз», М. : 46—49.

Томиловская Н. С. 1975. Личинки цестод дилепидид птиц Чукотки. В кн.: Паразитические организмы Северо-Восточной Азии, Владивосток : 224—232.

Томиловская Н. С. 1975а. К постэмбриональному развитию T. megalocephala (Krabbe, 1869) (Cestoda, Dilepididae). В кн.: Паразитические организмы Северо-Восточной Азии, Владивосток : 233—240.

Freeman R. 1973. Ontogeny of cestodes and bearing on their phylogeny and systematics. Adv. Parasitol. v. 11 : 481—557.

Gabrion C. 1975. Etude expérimentale du développement larvaire d' Anomotaenia constricta (Molin, 1858) Cohn, 1900 chez un Coléoptère Pimelia culcata Geoffr. Z. Parasitenk., 47 : 249—262.

Jarecka L. 1975. Ontogeny and evolution of cestodes. Acta Parasitol. Pol., 23 (1—11): 93—114.

Neradova-Volkounova J. 1971. Studies on the life-history of some cestodes of water birds (Hymenolepididae: Fimbriaria fasciolaris, Dicranotaenia coronula). Folia parasitologica: 4 (18) : 303—313.

Slais J. 1973. Functional of cestode larvae. Adv. Parasitol., v. 11 : 395—480.

Szelenbaum D. 1973. An analysis of known developments of bird Hymenolepididae in intermediate host. Mater. international conference on Hymenolepididae. Warszawa : 120—139.

Voge M. 1967. The post-embryonic developmental stages of Cestodes. Adv. Parasitol. v. 5 : 247—297.

Voge M. 1973. The post-embryonic developmental stages of cestodes. Adv. Parasitol., v. 11 : 707—730.

MORPHOLOGY AND DEVELOPMENT OF CYSTICERCOIDS PARICTEROTAENIA POROSA (RUD., 1810) (CESTODA : DILEPIDIDAE)

G. P. Krasnoshchekov, N. S. Tomilovskaya

SUMMARY

Studies of the development of *Paricterotaenia porosa* in its intermediate host *Chironomus* sp. were carried out. At 20° C the development of the larva is completed in 24 days. The primary cavity is formed in 9 days, the separation of the cercomere anlage — in 11 to 12 days and the invagination of the larva — in 19 days. The larval development of *P. porosa* is characterized by its passing in the cavity of the external cyst, by the complete separation of anlages of the body of the larva and cercomere at the metamere stage and by the intensive growth of the cercomere after the invagination of the larva. The analysis of the cercomere structure suggests its protective function.